第34卷 第3期　　昆 虫 学 报　　Vol. 34, No. 3
1991年8月　　ACTA ENTOMOLOGICA SINICA　　Aug., 1991

稻纵卷叶螟种群系统动态模拟*

张俊平　陈常铭
(湖南农学院，长沙 410128)

摘要　本文组建了稻纵卷叶螟种群系统模似模型，它由系统亚模型和总模型二个部分组成。系统亚模型包括发育、死亡和繁殖三个子模块。系统总模型是作者提出的新模型，它综合了前人所提出的种群模型的优点，以差分方程形式给出，以生理时间为单位，考虑了种群内个体间发育速率的差异，不仅能模拟种群数量动态，而且能模拟种群年龄结构，同时能预测发生期。模型有效性检验表明，模拟结果基本上能吻合实测结果。文中还对5个影响因子进行了灵敏性分析。

关键词　稻纵卷叶螟　种群系统　模拟模型

稻纵卷叶螟 *Cnaphalocrocis medinalis* Guenée 是我国水稻主要害虫之一，在湖南省每年发生4—5代，第二、四代分别为害早稻和晚稻。前人对稻纵卷叶螟进行过大量研究，积累了许多个体生态和种群生态的资料。本文是在前人工作基础上，按照大系统的分解与综合原则，探讨种群系统的建模方法，逐日模拟稻纵卷叶螟的种群数量及年龄结构动态，为系统管理与决策打下基础。

数据来源

(一) 稻纵卷叶螟各虫态有效积温及发育起点温度，引自陈永年(1986)。但因其幼虫阶段没有分龄，我们假定幼虫各龄的发育起点温度相同，幼虫各龄有效积温，系参照华南农学院(1981)关于第二代各龄龄期资料，由幼虫期总积温折算而来。

(二) 不同恒温下稻纵卷叶螟各虫态存活率，引自陈永年(1986，内部资料)。

(三) 食料条件对稻纵卷叶螟各虫态存活率及成虫生殖力的影响，引自但建国(1988，内部资料)。

(四) 长沙地区第二代稻纵卷叶螟生命表资料，引自潘桐等(1987)。

(五) 温度影响成虫产卵量的资料，引自庞雄飞等(1982)。

(六) 产卵时间分布，系作者观察的结果，日产卵量占总产卵量百分比：第1天40.1%，第2天34.8%，第3天15.3%，第4天9.8%。

(七) 模型有效性检验的资料，系作者1987年大田验证试验的结果。大田验证试验分两类：一类是笼罩试验，6月10日接新产的卵200粒/百丛，接虫前10天开始罩笼，并施药清除其他病虫，笼罩面积4×1.5米^2，小区施纯氮12.5公斤/亩；每隔5天调查一次虫态及其数量。另一类是大田普查。

(八) 气象资料来自湖南省气象观象台，该台距试验田2.5公里。

本文于1988年12月收到。
* 国家自然科学基金项目。研究过程中，得到本院陈永年教授和但建国同志的大力支持，深表谢意。

系 统 亚 模 型

种群数量与年龄结构的变动由发育、存活、繁殖、迁入与迁出等五个子过程所控制。我们以稻纵卷叶螟第二代作为模拟对象,在湖南第二代是本地发生代,不存在迁入与迁出问题,所以略去此两个子模块。

(一) 发育子模型

节肢动物种群有虫态和龄期之分,在进行系统模拟时,我们定义每个虫态为一个发育阶段,每个发育阶段又等分为若干个年龄级,以生理时间表示各虫态的发育历期,应用有效积温模型模拟种群的发育过程。当日有效积温的计算公式如下:

$$BO(I,K) = \begin{cases} T(K) - CO(I) & T(K) \geqslant CO(I) \\ 0 & T(K) \leqslant CO(I) \end{cases} \tag{1}$$

式中 $BO(I,K)$ 为第 I 个发育阶段(即虫态或龄期)、第 K 日的有效积温, $T(K)$ 为第 K 日的日平均温度, $CO(I)$ 为第 I 个发育阶段的发育起点温度。

对于种群发育时间分布的模拟,我们仿照厢车模型中的推进比例法,假定种群从上一年龄级进入下一年龄级时,并不是 100% 地移动,而是按照一定的比例向前转移,定义这个比例为推进比例 FO;同时假设同一发育阶段不同年龄级的推进比例相同。Goudriaan (1973) 给出了推进比例的计算公式:

$$FO(I) = 1 - AO(I) \cdot \left[\frac{S(I)}{DO(I)}\right]^2 \tag{2}$$

式中 $FO(I)$、$AO(I)$、$S(I)$、$DO(I)$ 分别为第 I 阶段的推进比例、年龄级数、发育历期方差和平均发育历期。发育历期方差由陈永年(1986)的资料,按下式进行计算:

$$S(I) = \frac{\Sigma(K - K')^2 \cdot f}{n - 1}$$

式中 K 为各批试虫实测积温值, K' 为计算积温值, f 为频数, n 为个体总数。 (3)

(二) 死亡子模块

在稻纵卷叶螟种群系统的模拟中,死亡子模块包括三个子模型,即温度与死亡、食料条件与死亡、天敌与死亡子模型。

1. 恒温与死亡 根据陈永年(1986)资料,可将恒温对各发育阶段存活率的影响拟合成二次曲线:

$$\begin{aligned} SO(1) &= -126.08 + 19.04T - 0.407T^2 \\ SO(2) &= -155.47 + 20.08T - 0.409T^2 \\ SO(3) &= -208.09 + 23.97T - 0.465T^2 \\ SO(4) &= -212.18 + 24.42T - 0.472T^2 \\ SO(5) &= -222.69 + 25.23T - 0.483T^2 \\ SO(6) &= -209.62 + 24.4T - 0.468T^2 \\ SO(7) &= -215.46 + 24.55T - 0.472T^2 \end{aligned} \tag{4}$$

式中 $SO(1)$—$SO(7)$ 分别为卵,1—5 龄幼虫及蛹的存活率, T 为温度℃。

2. 食料条件与死亡 用叶片含氮量表示食料条件,根据但建国(1988)资料,食料条件

对卵、蛹的存活率影响不显著，幼虫的存活率则与叶片含氮量呈直线关系：

$$\begin{aligned} SN(2) &= 37.26 + 10.94N \quad (r = 0.98) \\ SN(5) &= 65.47 + 7.42N \quad (r = 0.93) \end{aligned} \tag{5}$$

式中 $SN(2)$、$SN(5)$ 分别为低龄（1—3 龄）和高龄（4—5 龄）幼虫的存活率，N 为叶片平均含氮量。

3. 天敌作用后存活率　天敌对害虫的捕食或寄生作用，关系复杂，目前尚缺乏实用性较强的数学模型，因此我们引用潘桐等（1987）的生命表资料，将各种天敌因子作用后的存活率累乘，得到天敌作用后的总存活率。

4. 自然条件下各年龄级存活率的模拟　上述子模型，都是表达各种因子对阶段存活率的影响。为了便于系统模拟，还需建立各年龄级存活率子模型。假定同一发育阶段各年龄级具有相同存活率（陈维博等，1981），则有：

$$SR(I) = \frac{1}{1 - FO(I) + \dfrac{FO(I)}{\sqrt[AO(I)]{R(I)}}} \tag{6}$$

式中 $SR(I)$、$R(I)$ 分别为年龄级和发育阶段的存活率，$FO(I)$ 为第 I 阶段推进比例，$AO(I)$ 为 I 阶段年龄级数。

为了模拟自然条件下各阶段总的存活率，假定温度和食料条件对存活率的影响不存在时滞作用，因而第 I 阶段、第 K 日条件下的阶段总存活率（$ST(I,K)$）为：

$$ST(I,K) = SO(I) \cdot SN'(I) \cdot SP(I) \times 10^{-4} \tag{7}$$

式中 $SP(I)$ 为天敌作用后的存活率；$SO(I)$ 为温度影响的存活率；由（4）式求出，计算时（4）式中的 T 取第 K 日平均温度；$SN'(I)$ 为食料条件影响的存活率，由（5）式将低龄幼虫和高龄幼虫的存活率等分给幼虫各龄，即：

$$\begin{aligned} SN'(2) &= SN'(3) = SN'(4) = \sqrt[3]{SN(2)} \\ SN'(5) &= SN'(6) = \sqrt{SN(5)} \end{aligned} \tag{8}$$

$SN'(2)$—$SN'(6)$ 分别为 1—5 龄幼虫食料条件影响的存活率。

（三）繁殖过程子模块

1. 温度与繁殖力　适宜湿度下恒温与成虫产卵量的关系模型引自庞雄飞等（1982）：

$$RT = \begin{cases} 412.45 - 12.06T & T > 26℃ \\ \dfrac{100}{1 + \exp(10.07 - 0.56T)} & T \leqslant 26℃ \end{cases} \tag{9}$$

式中 RT 为平均每雌产卵量，T 为温度（℃）。假定变温环境对产卵量的影响不存在时滞效应，则可将（9）式中的温度 T 代之以日平均温度 $T(K)$，从而模拟 K 日变温条件下成虫产卵量。

2. 食料条件与繁殖力　食料条件以施肥水平表示，并以每亩 12.5 公斤纯氮作为标准施肥水平，定义：卵量达标准施肥水平的百分率 RN，为任一施肥水平下产卵量对标准施肥水平下产卵量的百分比。根据但建国（1988）的资料可拟合成曲线方程：

$$RN = 54.12 + 3.04F_1 + 5.42^{-2}F_1^2 \tag{10}$$

其中 F_1 为施肥水平。

3. 逐日产卵量的模拟 首先根据作者观察资料，将第K日产卵量占总产卵量的百分比 $G(K)$,对产卵日期 K(开始产卵后的天数)拟合成产卵时间分布模型:

$$G(K) = 14.44 + 22.01K - 6.1K^2 \tag{11}$$

然后耦合(9)—(11)式便可模拟自然条件下逐日产卵量 ($R(K)$):

$$R(K) = RT \cdot RN \cdot G(K)/100 \tag{12}$$

系统总模型

节肢动物自然种群不仅存在年龄结构，而且同年龄组个体间的发育速率也不一致。LesLie (1945) 提出了包含年龄结构信息的矩阵模型，徐汝梅等(1981)建立了适用于变温条件下模拟的变维矩阵模型，Van Foester (1959) 提出了包含年龄结构的偏微分方程模型，但上述模型都没有考虑个体间发育历期的差异。Goudriaan (1973) 提出了有券量厢车模型 (box-car model)，用推进比例模拟种群发育时间的分布。Ruesink (1976) 提出了逐日动态模拟的差分方程模型，根据每日各阶段的积温，计算各阶段的个体向前推进的年龄级数，并以向前推进年龄级数的小数部分模拟发育历期的差异。在这种模型中以生理时间进行逐日动态模拟是其最大优点，然其模拟发育时间分布的方法并不恰当，且缺乏充分的生物学依据。作者在综合前人工作的基础上，以生理时间为单位，提出了能在多变的自然条件下，模拟个体间发育历期存在差异的种群逐日年龄结构，以及数量动态的差分方程模型。

(一) 定义与说明

1. 将昆虫整个世代按虫态及龄期依次划分成N个不同的发育阶段。以卵作为第一个发育阶段，每个阶段又按生理时间等分为 $AO(I)$ 个年龄等级。

$$AO(I) = \frac{DO(I)}{\Delta T} \tag{13}$$

式中 $DO(I)$ 为第I阶段有效积温; ΔT 为年龄等级的期距，并以 ΔT 作为模拟步长。

2. 第I阶段个体在第K天所能推进的最大年龄级数

$$N8(I,K) = INT\left(\frac{BO(I,K)}{\Delta T} + 0.5\right) \tag{14}$$

式中 $BO(I,K)$ 为第I阶段第K日的有效积温，由(1)式进行计算，INT 为取整函数。

3. 模拟时间每移动一个步长，I阶段内种群从上一年龄级发育到下一年龄级的推进比例为 $FO(I)$，存活率为 $SR(I)$，而停留于原年龄级不动的比例为 $1 - FO(I)$，存活率为 100%。

4. 由于各阶段发育起点温度不相同，故同一天不同发育阶段具有不同的有效积温值。当在第K天内发生阶段之间的转移时，如果已知种群在第I阶段内将移动J个年龄级，那么当日内在第 $I-1$ 阶段内可移动的最大年龄级数 $V(I-1)$ 为:

$$V(I-1) = [N8(I,K) - J] \cdot BO(I-1,K)/BO(I,K) \tag{15}$$

(二) 模型的差分方程表示式

$$X(K,1,1) = [1 - FO(1)]^{N8(1,K)} \cdot X(K-1,1,1)$$

$$+\sum_{M=1}^{AO(N)} 0.5 \cdot R(K, M)X(K-1,N,M) \tag{16}$$

$$\begin{aligned} X(K,I,J) = & \sum_{M=J-N8(I,K)}^{J} [FO(I)]^{J-M} \\ & \cdot [1-FO(I)]^{N8(I,K)-J+M} \cdot [SR(I)]^{J-M} \\ & \cdot X(K-1,I,M) \\ & J \geqslant N8(I,K)+1 \end{aligned} \tag{17}$$

$$\begin{aligned} X(K,I,J) = & \sum_{M=1}^{J} [FO(I)]^{J-M} \cdot [1-FO(I)]^{N8(I,K)-J+M} \cdot \\ & [SR(I)]^{J-M} \cdot X(K-1,I,M) \\ & + \sum_{M=AO(I-1)-V(I-1)}^{AO(I-1)} [FO(I-1)]^{AO(I-1)-M} \\ & \cdot [FO(I)]^{J} \cdot [1-FO(I-1)]^{M-AO(I-1)+V(I-1)} \\ & \cdot X(K-1,I-1,M) \cdot [SR(I)]^{J} \cdot [SR(I-1)]^{AO(I-1)-M} \\ & J \leqslant N8(I,K) \end{aligned} \tag{18}$$

式中 $X(K,I,J)$ 表示第K日、第I阶段、第J年龄级的数量，$R(K,M)$ 为第K日第M年龄级成虫的产卵量，其它符号含义见前述。(16)式计算第K日卵期第一年龄级的数量。(17)式计算第K日、第I阶段、大于当日最大推进年龄级数的那些年龄级的数量，它们全部由本阶段内低年龄级发育及本年龄级滞留而来。(18)式计算第K日、第I阶段、小于或等于当日最大推进年龄级数的那些年龄级的数量，或者由本阶段低年龄级发育及本年龄级滞留而来，或者由前一阶段发育而来，意即不仅发生阶段内的转移，同时发生阶段间的转移。

计算机模拟及有效性检验

在计算机模拟时，将稻纵卷叶螟的一个世代分成9个发育阶段(卵、1—5龄幼虫、蛹、产卵前期、产卵期)，年龄级期距为8个日度。根据陈永年(1986)、潘桐等(1987)资料，得出各阶段年龄级数及天敌作用后存活率，列于表1。模拟时，计算机内存入表中全部资料；运行时输入移栽后天数、施肥水平、日平均温度、种群的初始状态(年龄结构及数量)；

表1　稻纵卷叶螟各阶段年龄级数与天敌作用后存活率

阶段序号	1	2	3	4	5	6	7	8	9
相应的虫态	卵	1 龄	2 龄	3 龄	4 龄	5 龄	蛹	产卵前期	产卵期
有效积温(日度)	54.43	32.19	42.92	32.19	32.19	53.65	86.30	21.72	22.00
发育起点温度(℃)	14.06	16.23	16.23	16.23	16.23	16.23	14.28	19.00	19.00
年龄级数	7	4	5	4	4	7	11	3	3
推进比例	0.938	0.916	0.916	0.916	0.916	0.916	0.956	0.923	1.000
天敌作用后存活率(%)	93.75	93.04	93.04	87.33	67.55	77.11	84.29	—	—

结束时输出逐日年龄结构及种群数量。模拟程序用 BASICA 写成，在 IBM PC/XT 机上实现。

为了检验模型的有效性，我们输入施肥水平 12.5 公斤/亩纯氮，移栽后 38 天，初始虫量为 200 粒/百丛卵。模拟结果与实测结果基本上接近，说明模型有效性较好（见表 2）。但 1 龄幼虫实测结果严重偏低，主要原因可能是 1 龄幼虫难以调查准确。表中所有实测值都有偏低的趋势，主要因为实测值是笼罩试验的结果，笼罩条件与一般大田条件有差异。另外大田普查结果也与模拟结果基本上吻合，说明模型具有一定的实用价值。

表 2 稻纵卷叶螟种群动态模拟结果与实测结果比较

移栽后天数	卵		1 龄		2 龄		3 龄		4 龄	
	S	*O*	*S*	*O*	*S*	*O*	*S*	*O*	*S*	*O*
38	200	200								
42	175.11	165.0								
47			45.8	23.0	92.17	81.0				
52					1.01	7.0	108.41	98.0		
57							0.55	5.0	57.09	45.0
62									3.67	3.0
67									0.32	0
72										
77	800.21		97.80	—						

移栽后天数	5 龄		蛹		产卵前期		产卵期	
	S	*O*	*S*	*O*	*S*	*O*	*S*	*O*
38								
42								
47								
52								
57	26.19	25.0						
62	72.98	65.0						
67	3.91	6	82.69	71.0				
72			0.12	2.0	32.38	20.0	9.24	6.0
77							0.61	2.0

注："—"表示没有进行调查；*S*、*O* 分别表示模拟值和实测值。

灵 敏 性 分 析

我们将害虫发生期、日平均温度、天敌作用后存活率、施肥水平、初始虫量等五个因子取值的大小分别波动−20%、−10%、+10%、+20%（各因子的标准水平同有效性检验），观察种群趋势指数的变化，从而了解模型对各种因子变化响应的灵敏程度，结果见表 3 。由表 3 可知，害虫发生期、日平均温度、天敌作用后存活率对种群趋势指数的影响最为显著；施肥水平次之；初始虫量影响较小，只影响种群的绝对数量。害虫发生期和日平均温度的波动均造成种群趋势指数的明显降低，天敌作用后存活率和施肥水平的升或降皆引起种群趋势指数的升高或降低。当初始产卵期为移栽后 38 天，幼虫主要为害孕穗抽穗期时，种群增长最快。日平均温度的升高，比日平均温度的降低，对种群的抑制作用更大。

表 3　灵敏性分析

因子变化(%) \ 种群趋势指数变化(%) \ 因子	害虫发生期	日平均温度	天敌作用后存活率	施肥水平	初始虫量
−20	−29.0	−30.1	−56.2	−11.0	0
−10	−17.0	−16.5	−45.3	−5.74	0
+10	−36.1	−56.4	+34.2	+5.97	0
+20	−75.3	−71.0	+54.7	+11.2	0

讨　　论

(一)本文提出了模拟节肢动物种群动态的一个新模型，它综合了前人所提出的种群动态模型的优点，以生理时间为单位，能够模拟个体间发育速率的差异和种群的年龄结构。它以差分方程的形式给出，这样便于在计算机上运行。模型有效性检验表明，模拟结果基本上能吻合实测结果，这说明了模型的合理性和可行性。

(二) 文中组建稻纵卷叶螟种群系统亚模型时，对于自然条件下种群存活率和繁殖力的模拟，是假定温度和食料条件等因子对存活率和繁殖力的影响不存在时滞作用，通过恒定条件下存活率和繁殖力模拟第 K 天条件下的存活率和繁殖力，这里隐含着把 1 天中的温度和营养条件视为恒定的假设，这种做法具有一定的代表性。但时滞作用的考虑，有待进一步研究。

(三) 自然条件下天敌对稻纵卷叶螟控制作用的模拟，有待深入研究，以便完善种群系统模型。

参　考　文　献

陈永年　1986　稻纵卷叶螟发育起点温度及有效积温的测定。湖南农学院学报(1)：39—48。
华南农学院主编　1981　农业昆虫学(上册)　农业出版社。
潘桐、陈永年　1987　稻纵卷叶螟生命表的初步研究 II. 二至四代各代平均生命表的分析及其转移矩阵模型。湖南农学院学报(3)：33—46。
庞雄飞等　1986　昆虫种群生命系统研究方法概述。昆虫天敌　8(3)：176—86。
庞雄飞等　1982　稻纵卷叶螟防治策略的探讨(二)几种重要的生态因子与种群数量的关系及海陵第二代种群动态模拟。华南农学院学报　3(2)：13—27。
苏祥瑶、林昌善　1986　粘虫种群动态模拟的研究。生态学报　6(1)：65—73。
徐汝梅等　1981　变维矩阵模型在温室白粉虱种群动态模拟中的应用。生态学报　1(2)：147—58。
陈维博、陈玉平　1981　昆虫种群死亡过程的数学模拟。生态学报　1(2)：159—67。
Goudriaan, T. 1973 Dispersion in simulation models of population growth and salt movement in the soil. *Neth. Journ. Agric. Sci.* 21: 269—281.
Huffaker, C. B. 1980 New technology of pest control. Wiley Interscience, New York.
Leslie, P. H. 1945 On the use of matrics in certain population mathematics. *Biometrika* 33: 183—212.
Ruesink, W. G. 1976 Modeling of pest population in the alfalfa ecosystem with special reference to the alfalfa weevil. in R. L. Tummala (eds.): Modeling for pest management. pp. 80—89. Michigan State University Press, East Lansing.
Van Foester, H. 1959 Some remarks on changing populations. in F. Stoholman Jr. (eds.): The kinetics of cellular proliferation. pp. 382—407. Grune and Stratton, New York.

SIMULATION OF THE DYNAMICS OF POPULATION SYSTEM OF THE RICE LEAF ROLLER, *CNAPHALOCROCIS MEDINALIS* GUENEE

ZHANG JUN-PING CHEN CHANG-MIN
(*Hunan Agricultural College, Changsha* 410128)

The general model and its submodels of population system of the rice leaf roller *Cnaphalocrocis medinalis* are developed according to the principle of decomposition and synthesis of huge system. The system submodels consist of three parts: developmental submodel, mortality submodel and reproduction submodel. The general model of population system is a new kind of difference equation model which is suggested first in this paper. Our new model synthesizes the advantages of population simulation models which have been suggested ever before. It uses physiological time as the unit of time to simulate the developmental process. The variance of developmental rate among individuals has been considered ih the model. It can be used to simulate not only experimental population, but also natural population. It can simulate the dynamics of population density, age structure and developmental stage day by day at the same time. The simulation results can approach the observed results satisfactorily. The sensitivity ahalysis on five factors is conducted in the paper.

Key words *Cnaphalocrocis medinalis*——population system——simulation model